

УДК 576.895.121 : 591.871

СТРОЕНИЕ ПОКРОВОВ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ И ПОЛОВОЗРЕЛЫХ
GRILLOTIA ERINACEUS (CESTODA, TRYPA NORHYNCHA)

Н. М. Бисерова

Показано, что в процессе развития плероцеркоидов происходит образование специализированных ботрий и дифференциация покровов сколекса, включающая замену простых микротрихий на более крупные комплексные полимикротрихии с выраженной фиксаторной функцией. Кроме полимикротрихий, на поверхности тегумента сколекса и стробилы обнаружены микротрихии трофического типа, микроворсинки и рецепторные реснички. Выявлено зональное распределение поверхностных структур, образующих сенсорно-трофическую область теменной пластинки, фиксаторную область наружной стороны ботрии и смешанную фиксаторно-трофическую на поверхности сколекса и стробилы. Приводятся сравнительные морфометрические данные для микротрихий трофического типа, за счет которых поверхность стробилы относительно 1 мкм^2 увеличена в 38 раз. Тегументальные клетки на сколексе специализированы к выполнению секреторной функции, на шейке и стробиле — к усвоению питательных веществ. Большинство тегументальных клеток стробилы имеют в цитоплазме бактерии, присутствие которых значительно меняет ультратонкую организацию этих клеток.

Покровы цестод в настоящее время изучены у представителей большинства отрядов (Lumsden, 1975; Краснощекоев, 1979, и др.). Данные по ультраструктуре покровов имеют большое значение для систематики цестод (Andersen, 1975, 1980; Куперман, 1980).

Представители отряда Trypanorhyncha принадлежат к филогенетически древним цестодам (Euzet, 1974; Дубинина, 1980), однако особенности их биологии и морфологии исследованы недостаточно (McKerr, 1978; Whittaker e. a., 1982). Большинство работ посвящено исследованию фауны и систематики трипаноринх (Dailey, Vogelbein, 1982; Reimer, 1980, и др.).

В задачу данной работы входит изучение ультраструктуры покровов и специализированных образований тегумента, а также распределения этих структур на разных участках сколекса и стробилы у личинок и половозрелых *Grillotia erinaceus*, с целью выяснения особенностей морфофункциональной дифференциации покровных тканей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на базе Института биологии южных морей.¹ Половозрелых *G. erinaceus* извлекали из спирального клапана морской лисицы *Raja clavata*, отловленной в Черном море в районе Севастополя. Плероцеркоиды этого вида обнаружены в желчном пузыре бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* и морского ерша *Scorpaena scrofa*. Для электронной микроскопии материал фиксировали и обрабатывали по стандартной методике. Для изучения сканирующим микроскопом объекты высушивали в сжиженном CO_2 в критической точке; для получения ультратонких срезов кусочки заливали в аралдит. Готовые препараты просматривали на электронных микроскопах JSM-25S и JEM-100C (рис. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфогенез плероцеркоидов *G. erinaceus* в основном связан с образованием прикрепительного аппарата и проходит в инкапсулированном состоянии в по-

¹ Автор выражает глубокую признательность В. М. Николаевой и А. С. Солонченко за содействие в работе и сборе материала.

лости тела или стенке желудка костистых рыб (McKerr, 1978). Плероцеркоиды разного возраста, выделенные нами из желчного пузыря бычка-кругляка и морского ерша, обладали вполне сформированным сколексом с 4 хоботками, но отличались степенью дифференциации ботрий (рис. 2, а, в). На ранних стадиях развития личинки имели ботрии размером до 140 мкм в длину и до 115 мкм в ширину, без выраженных складок на поверхности. На более поздних стадиях размеры ботрий увеличиваются до 600×460 мкм, их края становятся складчатыми, в центре появляется глубокая борозда.

В процессе развития личинки происходят кардинальные изменения в ультраструктуре покровов. Поверхность ювенильного сколекса слабо дифференцирована, покрыта однородными, остроконечными микротрихиями, форма которых не изменяется на протяжении всего тела (рис. 2, а, б; см. вкл.). На наружной поверхности ботрии располагаются более крупные микротрихии той же формы. Дифференциация покровов на зоны, специализированные к выполнению фиксаторной или трофической функции, у ювенильного сколекса отсутствует. На поздней стадии развития плероцеркоида на поверхности тегумента сколекса происходят дифференциация поверхностных структур и образование сложных специализированных микротрихий, что приводит к обособлению фиксаторных зон на поверхности ботрии (рис. 2, в, г). Эти процессы наряду с увеличением объема мускулатуры сколекса и развитием складчатой рельефной поверхности ботрий приводят к образованию специализированного сколекса, характерного для половозрелых червей.

Взрослые *G. erinaceus* имеют вытянутый сколекс, на переднем конце которого расположена пара сдвоенных ботрий и 4 хоботка. Область сколекса между хоботками и вокруг их относится к теменной пластинке. Различаются наружная сторона ботрии, прилегающая к ворсинке кишечника хозяина, и внутренняя, обращенная к сколексу (рис. 1, а; 2, в). Морфологической границей указанных поверхностей служит непрерывный ряд рецепторов, проходящий по краю ботрии.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОВЕРХНОСТНЫХ СТРУКТУР СКОЛЕКСА

Теменная область. На поверхности тегумента присутствуют микроворсинки, рецепторные реснички и апикальные участки секреторных протоков фронтальных желез. Микроворсинки равномерно распределяются на тегументе теменной области, образуя невысокую щеточную кайму с хорошо развитым слоем гликокаликса (рис. 3, а; см. вкл.). Для ультраструктуры микроворсинок характерно наличие внутреннего цилиндра, отсутствующего у микроворсинок кишечных эпителиев. Микроворсинки теменной области не содержат четко выраженных терминальных нитей. Микротрихии в области теменной пластинки отсутствуют. Свободные нервные окончания представлены

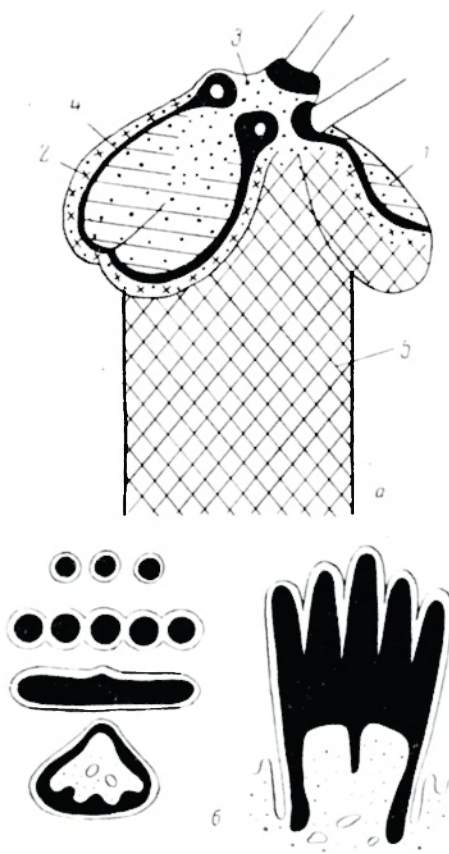


Рис. 1. Схема распределения и ультра-тонкого строения полимикротрихий *Gril-lotia erinaceus*.

а — зональное распределение поверхностных структур на сколексе; 1 — полимикротрихии наружной стороны ботрии; 2 — полимикротрихии внутренней стороны ботрии; 3 — микроворсинки; 4 — рецепторные поля. б — реконструкция ультраструктуры полимикротрихий *G. erinaceus* по серии поперечных и продольных срезов.

простыми ресничками, расположенными вблизи выходов секреторных протоков. Чувствительные окончания и секреторные протоки отделены от наружной цитоплазмы тегумента системой специализированных контактов (Давыдов, Бисерова, 1985). Число рецепторов в теменной области велико (около 10 ресничек на 25 протоков). Чувствительные реснички образуют вокруг хоботков рецепторные поля, которые непрерывно переходят на ботридиальные валики (рис. 1, а; 2, б).

Наружная поверхность ботрии *G. erinaceus* обладает хорошо развитыми подвижными ботриями с несколькими радиальными складками по краям. Центральная складка делит каждую ботрию на две части. Сдвоенные ботрии рассматриваются как результат слияния 4 ботрий у предковых форм трипаноринх (Дубинина, 1980).

На поверхности тегумента наружной стороны ботрии обнаружены крупные (до 3 мкм) микротрихии особого строения (рис. 1, б; 2, в). Каждая из них имеет 9—12 свободных апикальных концов («пальцев»), у центральной складки и вдоль ботридиального валика встречаются микротрихии с 2—3 «пальцами». Такие специализированные микротрихии особого строения можно обозначить как полимикротрихии. Они состоят из цитоплазматической базальной и электронноплотной апикальной части, которые разделены трехслойной пластинкой (рис. 2, ж). Базальная часть (1.06 мкм в ширину и 0.6 мкм в высоту) содержит скопление электронноплотного вещества по периферии, слой которого достигает 0.3 мкм в толщину на стороне, противоположной наклону полимикротрихии (рис. 1, б). Подобное скопление электронноплотного вещества в базальной части описано для фиксаторных микротрихий тетрафиллидных цестод (Бисерова, Куперман, 1983). Оно служит для укрепления и придания большей прочности структуре, участвующей в фиксации гельминта. Основание полимикротрихии включает цитоплазму тегумента, светлые и электронноплотные везикулы. К пластинке, разделяющей базальную и апикальную части, прилегает волокнистый слой толщиной до 0.3 мкм. Инвагинация многослойной пластинки внутрь цитоплазмы базальной части полимикротрихии достигает глубины 0.2 мкм (рис. 2, ж). Ультраструктура апикальной части отражает внешнее строение полимикротрихии (рис. 1, б). Электронноплотное вещество свободных «пальцев» постепенно соединяется и образует перед трехслойной пластинкой единое целое. Оно окружено мембраной, являющейся продолжением наружной плазматической мембраны тегумента. На продольных срезах электронноплотное вещество обнаруживает чередование светлых и более плотных слоев, характерное для апикальной части микротрихий всех цестод.

Анализ ультратонкой организации показал, что полимикротрихии близки к микротрихиям фиксаторного типа тетрафиллидных цестод. Но наличие нескольких апикальных частей на одном основании, а также глубокие инвагинации многослойной пластинки являются специфическими особенностями полимикротрихий у цестод отряда *Tyranorhyncha* и, возможно, указывают на происхождение этих специализированных структур.

О фиксаторной роли полимикротрихий говорят большие размеры, особенности ультратонкого строения и характер распределения на поверхности тегумента сколекса (рис. 1, а). Большинство полимикротрихий наружной стороны ботрии наклонены к заднему концу тела, а на латеральных участках развернуты к центру ботрии. Их наклон относительно тегумента может меняться при движении сколекса. В расположении полимикротрихий отмечается строгая зональность: начинаясь снаружки от хоботков, они распространяются по всей внешней поверхности ботрии, оставляя свободной верхнюю треть центральной части, и доходят до ботридиального валика с чувствительными ресничками (рис. 1, а; 2, в). Полимикротрихии располагаются упорядоченными рядами и чередуются с микроворсинками. При движении гельминта полимикротрихии участвуют во временном прикреплении, способствуя защемлению и плотному прилеганию ботрии к ворсинке кишечника хозяина.

Как указывалось, полимикротрихии формируются у плероцеркоидов на поздних стадиях развития. В отличие от полимикротрихий половозрелых червей они имеют уплощенную форму и обладают большей подвижностью. Характер

распределения полимикротрихий на сколексе личинки полностью сохраняется у взрослого червя в окончательном хозяине.

Свободные нервные окончания диффузно распределены в тегументе наружной стороны ботрии, в то время как по ее краю они образуют четко выраженную линию, на которой отсутствуют полимикротрихии (рис. 1, а; 2, в). На этом участке (шириной 3 мкм) располагаются микроворсинки и реснички высотой 1.2 мкм на расстоянии 1 мкм друг от друга. Эта линия является морфологической границей наружной и внутренней поверхностей ботрии.

Внутренняя сторона ботрии. У подвижного края ботрии поверхность, обращенная к сколексу, покрыта микроворсинками и полимикротрихиями с 3—4 «пальцами» (рис. 1, а; 2, в). Последние встречаются только вблизи края ботрии, который в процессе прикрепления червя также соприкасается со слизистой кишечника. Полимикротрихии внутренней стороны ботрии отличаются от таковых наружной стороны меньшим размером, не превышающим 1 мкм над уровнем тегумента; числом «пальцев», варьирующим от 1 до 5; степенью слитности «пальцев», свободных примерно на половину и сильно изогнутых в направлении от центра ботрии.

За исключением подвижного края, внутренняя поверхность ботрии покрыта микротрихиями трофического типа, которые не имеют скопления электронноплотного вещества в основании. Их базальная часть содержит внутренний цилиндр, заполненный гомогенной цитоплазмой и отдаленный от конусовидной электронноплотной апикальной части трехслойной пластинкой.

Трофическими микротрихиями покрыта поверхность задней части сколекса, шейки и стробилы, где они достигают значительной длины (рис. 3, в). Особенностью трофических микротрихий *G. erinaceus* является погружение внутреннего цилиндра в цитоплазму тегумента. Сходная структура трофических микротрихий описана для цестод сем. Bothriocephalidae (Куперман, 1980).

МОРФОМЕТРИЯ ТРОФИЧЕСКИХ МИКРОТРИХИЙ

Трофические микротрихии внутренней стороны ботрии, задней части сколекса, шейки и стробилы *G. erinaceus* по строению сходны между собой и с микротрихиями стробилы псевдофиллидных (Куперман, 1980), тетрафиллидных (Бисерова, Куперман, 1983) и циклофиллидных (Shmyth, 1972) цестод. На протяжении тела одного червя и у разных видов цестод различия между микротрихиями трофического типа касаются размеров и соотношений между их частями. Абсорбционно-пищеварительная функция покровов увеличивается за счет мембранной поверхности микротрихий. Поэтому наиболее важным из морфометрических показателей является плотность микротрихий на 1 мкм² (n) и увеличение поверхности тела червя за счет трофических микротрихий (m) (Graeber, Storch, 1979). Особую ценность для сравнительного морфофункционального анализа покровов разных видов цестод имеет увеличение поверхности за счет базальной части трофических микротрихий (n_1) (Бисерова, Сметанин, 1982).

Показано, что в разных участках тела *G. erinaceus* размеры микротрихий значительно варьируют (табл. 1). Длина базальной части микротрихий от сколекса к заднему отделу стробилы увеличивается в 6, 7 раз, а ее диаметр и длина апикальной части меняются мало. Это говорит в пользу того, что в трофике гельминта важная роль принадлежит базальной части микротрихий, а электронноплотная верхушка выполняет механическую функцию.

Микроворсинки теменной области по своим показателям соответствуют базальной части трофических микротрихий (табл. 1). Увеличение поверхности за счет базальной части на внутренней стороне ботрии и на теменной пластинке (табл. 2) достоверно не различаются, поэтому можно говорить об общей для этих участков величине n_1 , которая составляет 2.82. Если принять эту величину за единицу и отнести к n_1 других участков тела (табл. 2), то, округлив до целых, получим отношение 1 : 3 : 4 : 6 : 12, наглядно показывающее, во сколько раз возрастает мембранная поверхность от сколекса к заднему концу тела. Аналогичные данные имеются для *Acanthobothrium dujardini* (Tetraphyllidea) из спирального клапана *Raja clavata*, у которого отношение увеличения поверх-

Т а б л и ц а 1

Статистические характеристики морфологических параметров микроворсинок и трофических микротрихий *G. erinaceus*

Участок поверхности тела	Статистические характеристики											
	$L_b \pm S_{L_b}$, мкм	C_{L_b} , %	k , шт.	$L_s \pm S_{L_s}$, мкм	C_{L_s} , %	k , шт.	$D_b \pm S_{D_b}$, мкм	C_{D_b} , %	k , шт.	$m \pm S_m$, мт/мкм	C_m , %	k , шт.
Теменная область	0.39+0.009	12	25	0	0	0	0.1+0.004	17	22	14.58+4.097	79	8
Внутренняя сторона ботрии	0.32±0.037	34.7	9	0.24±0.024	28.2	8	0.11±0.006	19.9	12	19.4±2.334	36.6	9
Задняя часть сколекса	0.93+0.088	26.7	8	0.32+0.01	9.8	10	0.11+0.007	15.7	7	26.47+1.695	12.8	4
Шейка	1.01+0.056	23.5	18	0.28+0.021	29	14	0.12+0.005	19.1	22	31.89+3.791	39.2	11
Средний отдел стробилы	1.32+0.030	12	27	0.31+0.011	13	14	0.156+0.003	10.3	33	27.12+1.386	16.1	10
Задний отдел стробилы	2.14±0.058	13.7	26	0.57±0.076	51	15	0.136±0.004	15	34	36.16±4.2	38.5	11

П р и м е ч а н и е. L_b — длина базальной части трофической микротрихии, L_s — длина апикальной части трофической микротрихии, D_b — диаметр базальной части, m — число микротрихий на 1 мкм², S — ошибка репрезентативности, C — коэффициент вариации, k — число измерений, n_1 — увеличение поверхности тела за счет базальной части, n_2 — увеличение поверхности тела за счет апикальной части, n — суммарное увеличение поверхности на 1 мкм².

Т а б л и ц а 2

Увеличение поверхности тела *G. erinaceus* за счет трофических микротрихий и микроворсинок

Относительное увеличение поверхности на мкм ²	Участки поверхности тела					
	теменная область	внутренняя сторона ботрии	задняя часть сколекса	шейка	средний отдел стробилы	задний отдел стробилы
Увеличение за счет базальной части n_1	2.72±0.488	2.92±0.436	9.45±1.189	12.7±1.80	18.1±1.11	33.56±4.49
Увеличение за счет апикальной части n_2	0	0.8±0.08	1.49±0.046	1.64±0.127	2.03±0.076	4.41±0.585
Суммарное увеличение поверхности n	2.72±0.488	3.72±0.443	10.94±1.19	14.34±1.804	20.15±1.11	37.98±4.53

ности сколекса к шейке и стробиле за счет базальной части трофических микротрихий составляет 1 : 2 : 12 (Бисерова, Сметанин, 1982). Сопоставляя обе порции, видим, что поверхность шейки у *A. dujardini* увеличена в 2 раза, а у *G. erinaceus* — в 4 раза. У *A. dujardini* покровы шейки наряду с абсорбцией питательных веществ участвуют в прикреплении к стенке кишечника с помощью фиксаторных микротрихий (Бисерова, Куперман, 1983), тогда как *G. erinaceus* прикрепляется хоботками и ботриями; покровы шейки в этом процессе не участвуют. Указанные особенности отражаются на абсорбционной функции покровов шейки. Одинаковое соотношение (1 : 12) увеличения поверхности между сколексом и стробилой у обоих видов, относящихся к разным отрядам, указывает на общие закономерности их питания. Сравнение данных по увеличению поверхности за счет базальной части трофических микротрихий может служить показателем интенсивности абсорбционно-пищеварительной функции на разных участках тела.

УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ТЕГУМЕНТА

Наружный синцитиальный слой цитоплазмы и клетки тегумента *G. erinaceus* на отдельных участках сколекса и стробилы имеют различную ультраструктурную организацию. Значительные различия наблюдаются в строении покровов сколекса и стробилы.

С к о л е к с. Синцитиальная цитоплазма и клетки тегумента теменной области и наружной стороны ботрии (рис. 3, а, б) заполнены электронноплотными палочковидными и светлыми овальными секреторными гранулами (Давыдов, Бисерова, 1984). Наружная цитоплазма тегумента сколекса содержит небольшие митохондрии, равномерно распределенные по всему слою. Базальная плазматическая мембрана образует глубокие инвагинации разветвления в цитоплазме тегумента, иногда заканчивающиеся вакуолями. Наружная цитоплазма связана большим количеством отростков с тегументальными клетками.

Тегументальные клетки сколекса различаются по своей ультраструктуре: а) слабо дифференцированные клетки с крупным ядром, сильно развитой гранулярной эндоплазматической сетью (ЭПС), распределенной по всей цитоплазме, и небольшим количеством секреторных гранул; б) крупные клетки основного типа, с ядром неправильной формы, с гранулярной ЭПС, расположенной по периферии, с несколькими диктиосомами комплекса Гольджи; цитоплазма заполнена секреторными гранулами; в) клетки с признаками деструктивных изменений, цитоплазма которых почти не содержит секреторных гранул, митохондрий, ЭПС, но имеет большое количество липидов. Липиды накапливаются под базальной пластинкой тегумента и выводятся из организма червей. Отмеченные различия в ультраструктуре тегументальных клеток отражают последовательные стадии их дифференцировки.

На внутренней стороне ботрий и в задней части сколекса тегументальные клетки содержат мало секреторных гранул, сконцентрированных небольшими группами. В клетках слабо развита ЭПС, много крупных митохондрий, липидов. Появляются круглые пузырьки с гранулярным содержимым, характерные для тегумента стробилы. Тегумент задней части сколекса и шейки значительно отличается от такового ботрий, но очень сходен с покровами стробилы.

С т р о б и л а. Для наружной цитоплазмы ее тегумента (рис. 3, в) характерно распределение митохондрий группами по 3—4 над базальной мембраной. Цитоплазма тегумента содержит большое количество везикул, которые занимают в основном среднюю часть слоя. Липиды не встречались. Тегументальные клетки связаны отростками с наружной цитоплазмой и лежат под кольцевым слоем мышц, среди волокон хорошо развитой продольной мускулатуры. Клетки больших размеров, с крупными ядрами, содержат огромное количество липидов. Цитоплазма плотная, богата рибосомами; ЭПС хорошо развита; митохондрии значительно крупнее, чем в клетках сколекса. Мелкие круглые везикулы собраны в комплексы вблизи митохондрий и липидных гранул. Характерные для клеток сколекса секреторные гранулы в тегументальных клетках стробилы отсутствуют. Большинство клеток тегумента стробилы содержат в цитоплазме

бактерии, не разрушающие клетку, но значительно изменяющие ее ультра-тонкую организацию (рис. 3, *д*, *е*). В цитоплазме этой клетки бактерии сохраняют утолщенную оболочку и цитоплазматическую мембрану, окружающую содержимое прокариоты. Вокруг бактерии имеется вакуоль, мембрана которой дает несколько глубоких впячиваний в цитоплазму тегументальной клетки (рис. 3, *д*), образуя своеобразную оболочку, состоящую из сложной системы мембран. Сформировавшийся «мешок» сильно разрастается, число бактерий в нем увеличивается вегетативным делением. В результате изменяется комплекс Гольджи, исчезают гликоген, рибосомы, митохондрии; ядро оттесняется на периферию, перестраивается вся структура тегументальной клетки (рис. 3, *е*). Ее отростки теряют связь с наружной цитоплазмой тегумента, если в них проникают оболочки бактериального «мешка». Такие отростки образуют неспециализированные контакты на поверхности отростков клеток, соединяющих наружную цитоплазму с нормальными тегументальными клетками (рис. 3, *з*). Характерно, что вокруг бактериального «мешка» и измененных клеточных отростков с его оболочками всегда сохраняется тонкий слой нормальной цитоплазмы тегументальной клетки с митохондриями. Наличие этого слоя может служить показателем принадлежности клеток с большим количеством бактерий к тегументальным. Описанные изменения их ультраструктуры, связанные с обитанием в них бактерий, приводят, по-видимому, к изменению метаболизма клетки и повышенному энергетическому обмену.

Таким образом, для *G. erinaceus* отмечено разнообразие в функциональной специализации покровов на разных участках тела гельминта. Клетки покровов шейки и стробилы несут преимущественно функцию усвоения питательных веществ, поступающих из тегумента. Тегументальные клетки сколекса можно назвать железистыми, так как большинство из них выполняет секреторную функцию (Давыдов, Бисерова, 1984). Ультратонкая организация синцитиальной цитоплазмы и тегументальных клеток показывает четкие морфологические отличия, связанные с функциональной специализацией покровов на разных участках сколекса и стробилы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о морфофункциональной дифференциации покровов в процессе онтогенеза *G. erinaceus*.

У плероцеркоидов наряду с образованием специализированных ботрий наблюдается дифференциация покровов, включающая замену простых микротрихий на более крупные комплексные полимикротрихии с выраженной фиксаторной функцией. Подобные образования тегумента не обнаружены у представителей других отрядов цестод. У близкого вида *G. dollfusi* (Trypanorhyncha) отмечены «микротрихоподобные образования с 3—8 пальцами» (Whittaker и др., 1982), которые следует рассматривать как полимикротрихии. Известно, что в процессе онтогенеза псевдофиллид (Тимофеев, Куперман, 1968; Куперман, 1980) происходит замена микроворсинок на более специализированные структуры — микротрихии. У *G. erinaceus* отмечен процесс дальнейшего усложнения микротрихий, заключающийся в образовании полимикротрихий, что указывает на адаптацию этого вида к паразитированию в спиральном клапане сельхозных животных. Выявлено четкое зональное распределение поверхностных структур, образующих сенсорно-трофическую область теменной пластинки, фиксаторную область наружной стороны ботрии и смешанную фиксаторно-трофическую на остальной поверхности сколекса и стробилы, на которой преобладает трофическая функция покровов. У тетрафиллид (Бисерова, Куперман, 1983) наблюдается редукция микротрихий на поверхности присосок и ботридиальных перегородок, связанная с усилением присасывательной функции этих органов. У трипаноринх происходит процесс олигомеризации фиксаторных органов, включающий образование сдвоенных ботрий и укрупненных комплексов — полимикротрихий, которые усиливают «заякоривающий» способ фиксации сколекса. Наличие гетерономности крючьев хоботков, характерное для рода *Grillotia*, Догель (1954) рассматривал как результат олигомеризации фиксаторных образований.

Таким образом, слияние ботрий, гетерономность крючьев, образование полимикротрихий отражает направление эволюционного процесса цестод отряда Trypanorhyncha, которое выражается в олигомеризации элементов фиксаторного аппарата.

Л и т е р а т у р а

- Бисерова Н. М., Куперман Б. И. Морфофункциональная дифференциация покровных тканей цестоды *Acanthobothrium dujardini* (Tetraphyllidea). — Паразитология, 1983, т. 17, вып. 5, с. 382—390.
- Бисерова Н. М., Сметанин М. М. О точности определения увеличения поверхности тела *Acanthobothrium dujardini* (Cestoda: Tetraphyllidea). — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 156—161.
- Давыдов В. Г., Бисерова Н. М. Морфология двух типов фронтальных желез *Grillotia erinaceus* (Cestoda, Trypanorhyncha). — Паразитология, 1985, т. 1, вып. 5, с. 32—38.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов. Л., ЛГУ, 1954. 368 с.
- Дубинина М. Н. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1980, т. 29, с. 65—83.
- Краснощекоев Г. П. Морфология покровных тканей плоских червей. — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М., 1979, с. 93—115.
- Куперман Б. И. Ультраструктура покровов цестод и ее значение для систематики. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1980, т. 29, с. 84—95.
- Тимофеев В. А., Куперман Б. И. Ультратонкое строение кутикулы и субкутикулярного слоя процеркоида, плероцеркоида и взрослых особей *Triaenophorus nodulosus*. — Паразитология, 1968, т. 2, вып. 1, с. 42—49.
- Andersen K. The functional morphology of the scolex of *Diphyllbothrium*. A scanning electron and light microscopical study on scolex of adult *D. dendriticum*, *D. latum* and *D. ditremum*. — Int. J. Parasitol., 1975, vol. 5, p. 487—493.
- Andersen K. Bendelmarkenes festeorgan, anvendelse og betydning som taxonomisk karakter. — Fauna, 1980, vol. 33, N 3, p. 98—104.
- Daily M., Vogelbein W. Mixodigmatidae — a new family of Cestoda (Trypanorhyncha) from a Deep Sea planktivorous shark. — J. Parasitol., 1982, vol. 68, N 1, p. 145—149.
- Euzet L., Essai sur la phylogénèse des cestodes a la lumière de faits nouveaux. — In: I.C.O.P.A. III, 1974, proc. 1, sec. B3, p. 378—379.
- Graeber K., Storch V. Elektronenmikroskopische und morphometrische Untersuchungen am Integument von Cestoda und Trematoda (Plathelminthes). — Zool. Anz., 1979, Bd 202, H. 5/6, S. 331—347.
- Lumsden R. D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths. — Exp. Parasitol., 1975, vol. 37, N 2, p. 267—339.
- McKerr G. Observations of the functional morphology of the plerocercoid of *Grillotia erinaceus*. — Parasitology, 1978, vol. 77, N 3, p. 13—14.
- Reimer L. W. Larven der Ordnung Trypanorhyncha (Cestoda) aus Teleostien des Indischen Ozeans. — Angew. Parasitol., 1980, Bd 21, N 4, S. 221—231.
- Smith G. D. Changes in the digestive — absorptive surface of cestodes during larval adult differentiation. — Symp. Brit. Soc. Parasitol., 1972, vol. 10, p. 41—70.
- Whittaker F. H., Carvajal G. J., Apkarian R. Scanning electron microscopy of the scolex of *Grillotia dolfusii* Carvajal 1971 (Cestoda: Trypanorhyncha). — J. Parasitol., 1982, vol. 68, N 6, p. 1173—1178.

Институт биологии внутренних вод
АН СССР, Борок

Поступила 8.08.1984

STRUCTURE OF INTEGUMENT IN PLEROCERCOIDS AND MATURE GRILLOTIA ERINACEUS (CESTODA, TRYPANORHYNCHA)

N. M. Biserova

S U M M A R Y

As a result of a detailed study morphofunctional differentiation of integument of *Grillotia erinaceus* during ontogenesis was identified. During the development of plerocercoids the formation of specialized bothria and differentiation of integument of scolex, which includes a change

of simple microtrichia for larger complex polymicrotrichia with distinct fixative function, take place. In addition to polymicrotrichia, on the surface of the tegument of scolex and strobile microtrichia of the trophic type, microvilli and receptor cilia were found. There is a distinct zonal distribution of surface structures which form sensory-trophic area of the apical plate, fixative area of the external side of bothria and mixed fixative-trophic one on the remaining surface of scolex and strobile with a domination of trophic function. Comparative morphometric data for microtrichia of the trophic type are given on account of which the surface of strobile increases by a factor of 38. Tegumental cells on the scolex are specialized for fulfilling a secretory function, on the strobile and neck — to the assimilation of nutrients. Most tegumental cells of the strobile have bacteria in the cytoplasm, the presence of which changes considerably the ultrafine organisation of these cells.

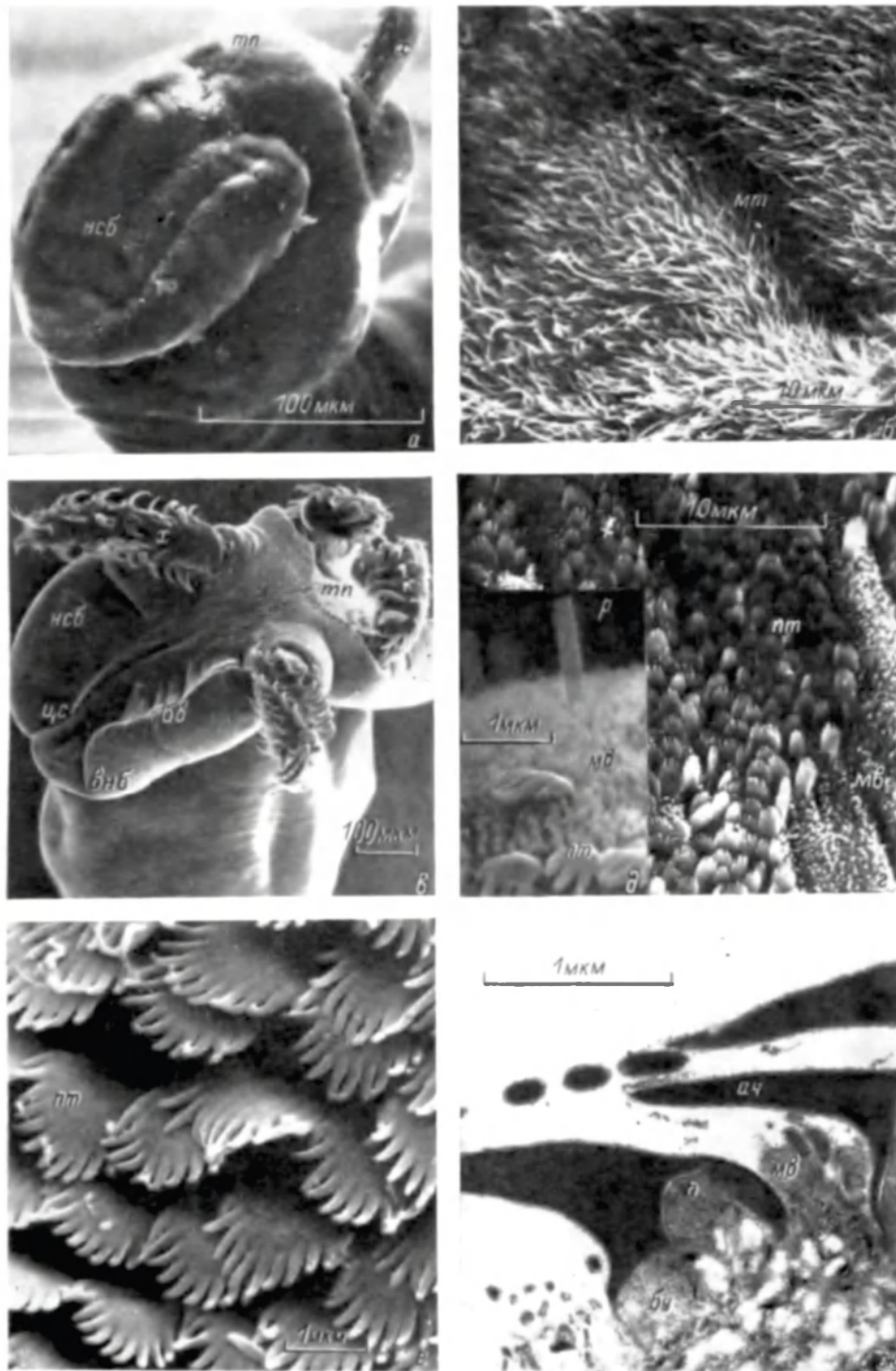


Рис. 2. Дифференциация поверхностных структур на сколексе плероцеркоидов и половозрелых *G. erinaceus*.

а — общий вид ювенильного сколекса плероцеркоида *G. erinaceus*; б — неспециализированные микротрихии на поверхности ботрии ювенильного сколекса; в — общий вид сколекса плероцеркоида *G. erinaceus* на стадии сформированных полимикротрихий; г — распределение полимикротрихий на наружной поверхности ботрии плероцеркоида *G. erinaceus*; д — полимикротрихии внутренней стороны ботрии вблизи ботридиального валика с чувствительными ресничками; е-ж — ультраструктура полимикротрихий на наружной стороне ботрии половозрелых червей.

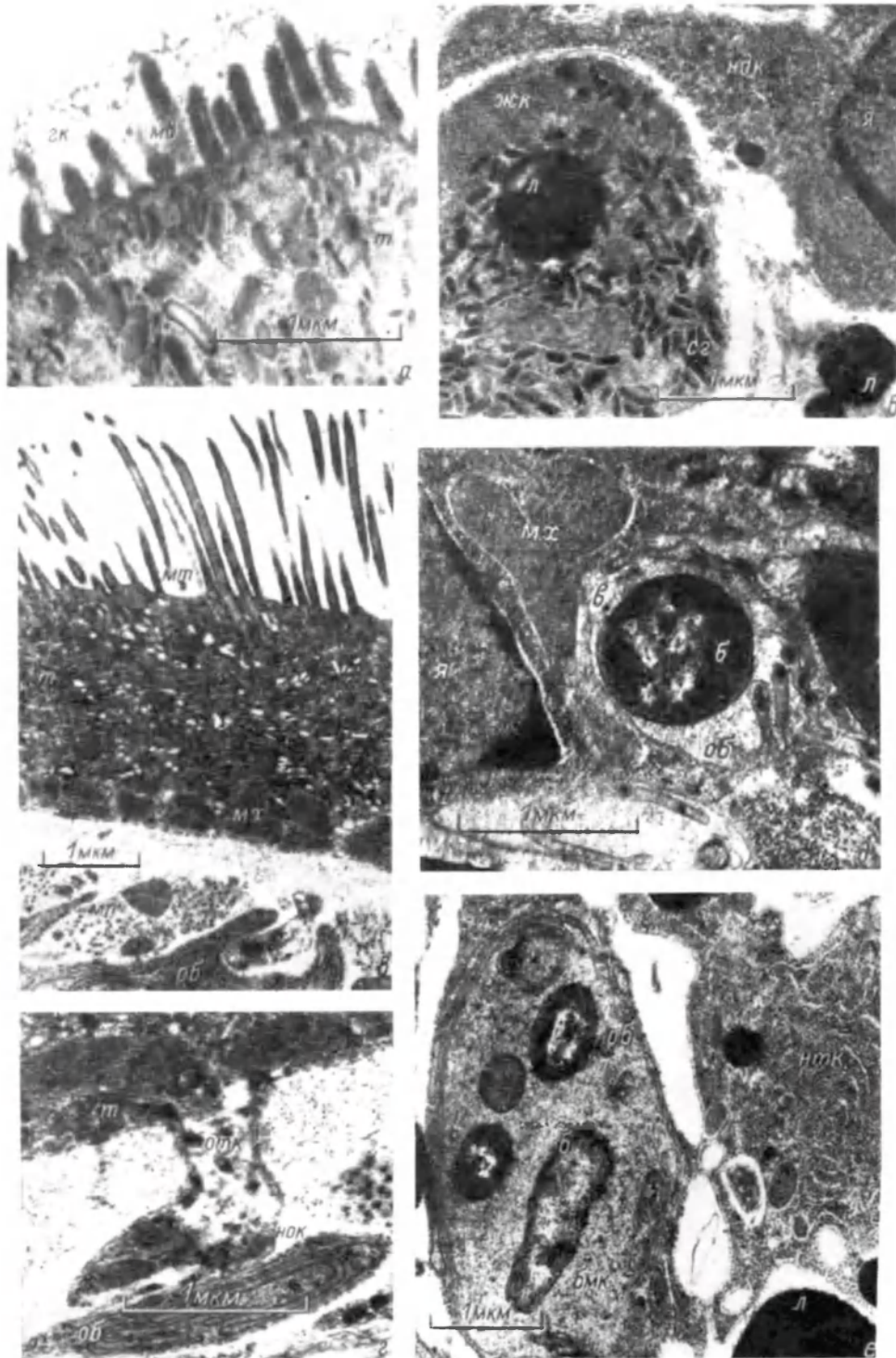


Рис. 3. Ультратонкое строение тегумента половозрелых *G. erinaceus*.

а—б — ультраструктура наружной цитоплазмы (а) и клеток (б) тегумента теменной области сколекса *G. erinaceus*; а — трофические микротрихии и цитоплазма тегумента стробилы; з — неспециализированный контакт между двумя отростками тегументальных клеток *G. erinaceus*; д—е — бактерии в цитоплазме тегументальных клеток *G. erinaceus*.

а4 — апикальная часть полимикротрихии, б6 — ботридиальный валик, бкм — бактериальный «мешок», б4 — базальная часть полимикротрихии, в — вакуоль, окружающая бактерию, внб — внутренняя сторона ботриша, гж — гликокаликс, жк — железистая клетка, л — липидная гранула, мв — микроворсинка, мп — мышечный пучок, мт — микротрихия, мх — митохондрия, ндк — недифференцированная тегументальная клетка сколекса, нсб — наружная сторона ботриша, исх — неспециализированный контакт, нтк — нормальная тегументальная клетка стробилы, об — оболочки бактериального мешка, п — пластинка, разделяющая апикальную и базальную части полимикротрихии, пт — полимикротрихия, р — ресничка свободного нервного окончания, сг — секреторные гранулы, т — синцитиальная цитоплазма тегумента, тп — теменная пластинка, х — хоботок, цс — центральная складка ботриша, я — ядро.